Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	45	13	Brux. 15.4.1969

SUR LES RAPPORTS PHYLETIQUES DES AENIGMEPHEMERIDAE AVEC LES AUTRES FAMILLES DES SIPHLONUROIDEA (EPHEMEROPTERA)

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

Récemment, O. A. TSHERNOVA (1967) a fait allusion à la présence, dans les dépôts jurassiques du Karatau, d'un Ephémère qu'elle a nommé, sans le décrire, *Aenigmephemera demoulini* et en a fait le type d'une famille : les *Aenigmephemeridae*. Cette famille serait proche d'une part des *Siphlonuridae*, d'autre part des *Hexagenitidae*.

Plus récemment encore, O. A. TSHERNOVA (1968) a donné la description de *Ae. demoulini* et a figuré le fragment d'aile connu (fig. dans le texte; planche I, photo 1). A cette occasion, elle a signalé les ressemblances de nervation que cet insecte montre avec les *Ephemerellidae* et plus encore avec les *Baetiscidae*. Cette dernière famille, affirme-t-elle, a des liens phylogénétiques avec les *Hexagenitidae* (sensu TSHERNOVA) et les *Isonychiidae*. Je vais essayer ici de discuter les affinités des *Aenigmephemeridae* avec un certain nombre d'autres familles de *Siphlonuroidea* (incl. *Oligoneurioidea*).

Aenigmephemera demoulini TSHERNOVA est basé sur un fragment d'aile antérieure (empreinte et contre-empreinte) long de 17 mm et large de 10 mm, correspondant d'après l'auteur russe à environ les ⅔ apicaux. La longueur totale de l'aile aurait été de 25 mm environ.

L'iconographie originale montre que la partie manquante du fossile s'arrête un peu en deçà de la furcation de MA. La pierre a aussi été cassée près de l'apex mais celui-ci a pu être rapporté au fragment principal. De CuA, il ne reste que l'extrémité apicale, avec quelques nervules obliques, dont une apparemment furquée. Mais l'essentiel est la présence, entre IMP et MP², de deux intercalaires longitudinales bien marquées. Comme l'a signalé O. A. TSHERNOVA (1968), la structure du champ de MP rappelle ce que montrent les *Baetiscidae*.

Il est infiniment regrettable que la base de l'aile n'ait pas été conservée chez l'unique exemplaire connu de *Ae. demoulini.* Le tornus manque-t-il vraiment et les ailes postérieures étaient-elles aussi développées que les antérieures (ailes homonomes), comme le suppose O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) ? Rien n'est moins certain. Le degré d'ouverture de l'angle formé par les deux bords de l'apex n'est peut-être pas aussi démonstratif que le pense l'auteur russe. Les formes actuelles d'Ephémères n'ont pas toujours des ailes antérieures à tornus aussi anguleux que celui des *Baetisca* (par exemple) et l'on sait que l'absence de tornus se rencontre autant chez les formes actuelles dépourvues d'ailes postérieures que chez les formes fossiles à ailes homonomes.

O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) attribue hypothétiquement à l'aile antérieure de l'holotype de *Ae. demoulini* une longueur de 25 mm; mais sa reconstitution de cette aile (loc. cit., fig. dans le texte) correspond seulement à une longueur de 23,8 mm.

Cette reconstitution est manifestement influencée par l'hypothèse de l'homonomie alaire de l'insecte. Notons en passant que, si cette hypothèse est exacte, elle confirme l'idée que j'ai déjà défendue, selon laquelle il n'y a pas entre les formes permiennes et les formes actuelles des différences suffisantes pour justifier le découpage des *Plectoptera* en *Permoplectoptera* et *Euplectoptera*.

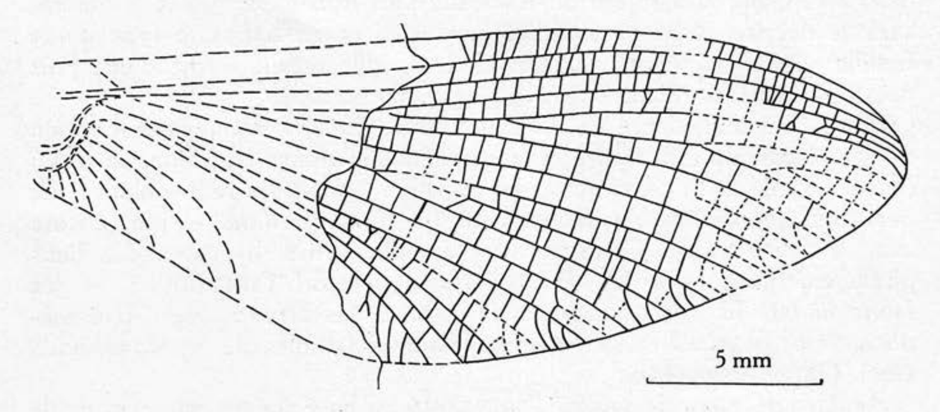


Fig. 1. — *Aenigmephemera demoulini* TSHERNOVA, holotype.
Aile antérieure. Partie droite : partie connue, d'après TSHERNOVA, 1968, dessin dans le texte. Partie gauche manquante : essai de reconstitution comme Siphlonuroïde, original.

Mais, si l'on accepte 25 mm comme longueur de l'aile, on peut réaliser une reconstitution un peu différente (ma fig. 1), plus « siphlonuridienne », avec un tornus primitif et un bord postérieur (cubito-anal) moins convexe, voire rectiligne.

Sous ce nouvel aspect, *Ae. demoulini* peut sans difficulté être introduit dans les *Siphlonuroidea* (incl. *Oligoneurioidea*), dont tous les constituants

connus ont des ailes hétéronomes. Mais il reste à vérifier la validité de la famille *Aenigmephemeridae* et à déterminer ses rapports avec les familles voisines.

Les AENIGMEPHEMERIDAE

Décider de la validité d'une famille en se basant sur un fragment d'aile peut paraître une gageure. Mais la systématique des familles d'Ephéméroptères adultes étant ce qu'elle est, c'est-à-dire basée principalement sur la nervation alaire, l'aile de *Aenigmephemera*, même incomplète, peut nous apporter quelques données intéressantes.

Chez *Aenigmephemera*, le champ de MP rappelle bien plus celui des *Hexagenitidae* (à IMP proche de MP^1) que celui des *Baetiscidae* (à IMP rapprochée de MP^2). Par contre, les nervules obliques de CuA rappellent celles des *Siphlonuridae* et des *Isonychiidae*. Mais si *Aenigmephemera* semble avoir, comme les *Siphlonuridae* (s. str.) un champ de CuA étroit, il s'oppose en cela aux *Isonychiidae* et aux *Hexagenitidae*, chez lesquels le champ de CuA est élargi. L'évolution semble avoir porté successivement sur la multiplication des nervules transverses, sur l'élargissement du champ de MP, et sur l'élargissement du champ de CuA.

Selon O. A. TSHERNOVA (1967), les familles se sont succédé au cours du temps dans l'ordre suivant : *Aenigmephemeridae*, *Siphlonuridae* (+ *Isonychiidae*), *Hexagenitidae*. Mais cet ordre ne correspond pas nécessairement à une succession phylétique, car on ne sait évidemment rien de l'époque réelle à laquelle chaque famille est apparue. A s'en tenir uniquement aux caractères morphologiques, il vaut mieux considérer les *Aenigmephemeridae* comme les descendants plutôt que comme les ancêtres des *Siphlonuridae*.

Par ailleurs, les *Aenigmephemeridae* annoncent les *Hexagenitidae*, dont ils ont la densité nervulaire et le champ élargi de MP (on y voit même, entre MP^1 et IMP, l'ébauche d'une intercalaire marginale qui préfigure celles, plus nombreuses, des *Hexagenites* et des *Ephemeropsis*), mais leur champ de CuA est encore siphlonuridien.

Les *Isonychiidae* (dont on connaît des représentants de l'oligocène) semblent avoir suivi une évolution plus simple et quelque peu divergente. La nervulation transverse n'est jamais surabondante, alors que le champ de CuA est élargi. Généralement, le champ de MP est banal; cependant, on peut parfois observer des individus montrant un début d'élargissement de MP (voir DEMOULIN, G., 1964, fig. 2 : *Isonychia* sp.). Les *Isonychiidae* descendent apparemment en ligne directe des *Siphlonuridae*, sans avoir dû passer par un stade « aenigméphéméridien ».

Il y a peu (DEMOULIN, G., 1967), j'ai essayé de montrer que les *Oligoneuriidae* s. str. devaient être issus de *Siphlonuridae* et avoir suivi une évolution parallèle à celle des *Isonychiidae* et sans doute aussi à celle des *Hexagenitidae*. Je rappellerai que les *Oligoneuriidae* montrent un net élargissement du champ de MP et qu'on peut leur supposer, à l'ori-

gine, une nervulation transverse bien développée. Mais le champ de CuA n'est nullement élargi et ce dernier caractère empêche de chercher l'origine des *Oligoneuriidae* chez les *Hexagenitidae* (*Hexagenitinae* + *Chromarcyinae*). Or, c'est justement le non-élargissement de CuA qui différencie les *Aenigmephemeridae* des *Hexagenitidae*. Les *Aenigmephemeridae* ne sont cependant pas des *Oligoneuriidae*, dont ils n'ont pas encore la gémination nervurale ni le tornus bien marqué. Mais je tiens pour vraisemblable que les premiers correspondent parfaitement à ce qu'ont pu être les ancêtres des seconds.

Les *Baetiscidae*, dont l'origine siphlonuridienne me paraît toujours aussi certaine, ont également réalisé la multiplication nervulaire et l'élargissement de MP et de CuA. Mais, ici, IMP est rapprochée de MP^2. Par là, cette famille s'écarte des *Hexagenitidae* et même des *Aenigmephemeridae*. Elle a dû constituer une lignée séparée à partir de *Siphlonuridae* archaïques. En 1956, j'ai dit que le type larvaire des *Baetiscidae* devait dériver d'un type caenidien (ce terme ayant alors, et gardant ici, un sens morphologique et non systématique). Mais il existe des *Siphlonuridae* dont les larves possèdent des trachéobranchies operculaires (*Oniscigastrinae*) et (sans y chercher évidemment une filiation directe) ces larves peuvent peut-être nous donner une idée de l'aspect des ancêtres baetiscidiens.

Enfin, nous ne devons pas oublier les *Siphlaenigmatidae* et les *Baetidae*. Leur inclusion dans les *Siphlonuroidea* repose essentiellement sur leur type larvaire, semblable à celui de certains *Siphlonurinae*. Mais, en même temps, ils ont développé une structure alaire fort simplifiée. Chez les *Siphlaenigmatidae*, l'aile antérieure fait quelque peu penser à celle des *Ephemerellidae*, avec CuA et CuP assez rapprochées à la base; la fourche de MA est complète et il y a un tornus net. Chez les *Baetidae*, la majorité des fourches sont disloquées et, de ce fait, les nervures principales sont disposées en éventail. En outre, apparemment en rapport avec la réduction très poussée, parfois même totale, des ailes postérieures, les antérieures ont perdu toute trace de tornus. Cette simplification n'a d'équivalent que chez les *Caenidae* et n'est dépassée que par celle des *Prosopistomatidae*.

Résumé

Etude critique de *Aenigmephemera demoulini* Tshernova et des rapports phylétiques de la famille *Aenigmephemeridae* avec les autres *Siphlonuroidea* (*Ephemeroptera*).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Demoulin, G.

1956. *Les Baetiscidae dans la classification des Ephéméroptères.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXII, 35, pp. 1-8.)

1964. *Mission H. G. Amsel en Afghanistan (1956) Ephemeroptera.* (Bull. Ann. Soc. Roy. Ent. Belg., C, 28, pp. 351-363.)

1967. *Redescription de l'holotype ♀ imago de Chromarcys magnifica Navas et Discussion des affinités phylétiques du genre Chromarcys Navas (Ephemeroptera, Chromarcyinae)*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLIII, 32, pp. 1-10.)

TSHERNOVA, O. A.

1967. *Ephémère d'une famille actuelle dans le jurassique de Transbaïkalie (Ephemeroptera, Siphlonuridae)* (en russe). (Entom. Obozr., XLVI, pp. 322-326.)

1968. *Nouvel Ephémère du Karatau (Ephemeroptera)* in ROHDENDORF, B. B. & al., *Insectes jurassiques du Karatau* (en russe). (éd. « Nauka », Moscou, 1968, pp. 23-25.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

Ad. Goemaere, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles 3